تحریک رشد، تسهیل جذب آهن و پتاسیم و کاهش جذب کلسیم و منیزیم با تغذیه سیلیکات سدیم در گیاه برنج

پویان مهربان جوبنی[۱]، احمد عبدلزاده[۱*]، حمیدرضا صادقی‌پور[۱] و مهناز اقدسی[۱]

[۱] گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه گلستان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۰۹/۱۶؛ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۱۱/۲۷)

چکیده:

سیلیکون در گیاه برنج بر بسیاری از صفات رشد از جمله عملکرد آن تأثیرگذار است. این مطالعه با هدف بررسی تأثیر تیمار سیلیکون بر میزان رشد، تجمع و مسیرهای جذب برخی عناصر ضروری در گیاه برنج رقم فجر انجام گرفت. کشت گیاه برنج در محیط آب‌کشت و با محلول غذایی یوشیدا در اتاقک رشد تحت کنترل انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل دو غلظت صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم بود که به محلول غذایی گیاه اضافه شد. بعد از گذشت ۱۲ روز از تیمار سیلیکات سدیم، صفات رشد از جمله وزن تر و خشک بخش هوایی، رشد نسبی، نسبت وزنی بخش هوایی به ریشه و محتوای آب نسبی گیاه در مقایسه با گیاهان بدون تیمار سیلیکات سدیم افزایش یافت، برعکس تیمار سیلیکات سدیم سبب کاهش معنی‌دار تعرق شد. همچنین در گیاهان برنج تیمار شده با سیلیکات سدیم تجمع و جذب سیلیکون، آهن و پتاسیم افزایش و تجمع و جذب عناصر کلسیم و منیزیم کاهش معنی‌داری نشان داد. فنل‌های محلول در گیاهان تیمار شده با سیلیکات سدیم در ریشه و بخش هوایی کاهش معنی‌داری داشت، در حالی که لیگنین در ریشه افزایش و در بخش هوایی کاهش یافت که احتمال دارد با ایجاد سد در جذب عناصر از مسیر خارج سلولی ارتباط داشته باشد. اندازه‌گیری جذب عناصر با کاهش آن در محلول غذایی در تیمارهای مختلف شامل دی نیتروفنل، سیانید سدیم، سرمای محیط ریشه و اشباع فضای اطراف بخش هوایی گیاه با رطوبت نشان داد که سیلیکون احتمالاً از طریق رسوب در دیواره سلولی و فضای آوندی جذب کلسیم از مسیر آپوپلاستی را محدود کرده و از طرف دیگر با بهبود کارکرد غشا جذب آهن را از مسیر سیم‌پلاستی افزایش داده است.

کلمات کلیدی: برنج، جذب عناصر، سیلیکات سدیم، فنل، لیگنین، ممانعت کننده‌های داخل و خارج سلولی.

مقدمه:

به مجموعه ترکیباتی که سیلیس اتم اصلی تشکیل‌دهنده آنها باشد، سیلیکون گفته می‌شود. تحقیقات گذشته نشان داده است که سیلیکون به عنوان عنصر ضروری در گیاهان نیست، اما در مقادیر بالا به‌وسیله گیاهانی مانند برنج، جو و چغندر قند جذب شده و باعث افزایش عملکرد گیاه می‌شود (Epstein, 1999; Savant *et al*., 1997). همچنین گزارشات بسیاری نشان می‌دهد که کاربرد سیلیکون به صورت کود، رشد بسیاری از گیاهان زراعی را افزایش و سبب بالا رفتن مقاومت گیاه نسبت به شرایط تنش دما،

*نویسنده مسؤل، نشانی پست الکترونیکی: ah_ab99@yahoo.com

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

تشعشع، اسیدیته، شوری و تنش‌های زیستی می‌شود (Ma, 2004; Liang *et al*., 2005; Epstein, 2009; Hashemi *et al*., 2010). القا بهبود شرایط گیاه توسط سیلیکون می‌تواند ناشی از تجمع سیلیکون در برگ، محدود کردن تعرق (Savant *et al*., 1997)، تشکیل کمپلکس در ریشه با عناصری که زیادی آنها سبب تنش می‌شود، محافظت از ساختارهای غشا پلاسمایی و بافت‌های گیاهی از رادیکال‌های آزاد به‌وسیله فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و تحریک فعالیت H^+-ATPase باشد (Liang *et al*., 2006). سیلیکون از طریق مشارکت با عناصر دیواره و گروه‌های عاملی ترکیبات دیواره و با ایجاد شبکه، مقاومت و استحکام دیواره را بهبود می‌بخشد (Epstein, 1999). به علاوه، سیلیکون با پیوند میان لیگنین و کربوهیدرات‌ها با مشارکت اسیدهای فنولیک و یا حلقه‌های آروماتیکی باعث استحکام مکانیکی لایه‌ها، راست قامتی برگ‌ها و پایداری آنها می‌گردد (Inanaga *et al*., 1995).

همه گیاهانی که در خاک رشد می‌کنند توانایی انتقال سیلیکون به بافت‌های خود را دارا می‌باشند، اما مقدار آن در بافت‌های گیاهی بسیار متفاوت است و ممکن است از کمتر ۰/۵ (Excluder) تا بیش از ۵ درصد (Accumulator) وزن خشک گیاهان را تشکیل دهد (Epstein, 1999). مقدار سیلیکون در بافت‌های برخی گیاهان که با این عنصر تیمار می‌شوند، با عناصر پُرمصرفی مانند پتاسیم و کلسیم قابل مقایسه است (Ma, 2004). جذب سیلیکون در گیاهان شامل دو مرحله می‌باشد: ۱- انتقال شعاعی از محیط خاک به سمت سلول‌های پوست ریشه و ۲- آزاد شدن سیلیکون از سلول‌های پوست به سمت آوندهای چوبی (Hattori *et al*., 2008). نتایج اخیر نشان می‌دهد که بارگیری سیلیکون در آوند چوبی در برنج و کدو فرآیندی فعال است و به‌وسیله انتقال‌دهنده ویژه سیلیکون که شباهت بسیاری زیادی به کانال‌های آکواپورین دارند، انجام می‌شود (Ma and Yamaji., 2006). علاوه بر این، سیلیکون به وسیله انتشار و تأثیر مکش ناشی از تعرق از طریق جریان توده‌ای نیز جذب گیاهان می‌شود. غلظت مواد معدنی بخش هوایی ممکن است با بسیاری از فاکتورها از جمله توانایی جذب، بیومس ریشه و بخش هوایی، سرعت تنفس و غیره تنظیم می‌شود. محققان بسیاری گزارش نموده‌اند که افزایش مقدار سیلیکون قابل جذب در محیط، جذب و انباشتگی بسیاری از عناصر ضروری و غیرضروری را چه در شرایط کمبود و چه در شرایط زیادی آنها تغییر می‌دهد (O'Neill and York, 2003; Sattelmacher and Horst, 1996).

با وجود این که در گیاه برنج مقدار زیادی سیلیکون از طریق انتقال‌دهنده‌های فعال خود به بخش هوایی منتقل می‌شود، اما مقداری از آن بر روی دیواره سلولی ریشه گیاه تجمع پیدا می‌کند و به عنوان یک سد آپوپلاستی در جذب عناصر دیگر تأثیرگذار است. با این حال مسیرهای تأثیر متقابل سیلیکون بر جذب عناصر دیگر به درستی شناخته شده نیست (Lux *et al*., 2002; Hattori *et al*., 2005). به طور معمول یون‌ها لازم است از عرض ریشه عبور کرده و در نهایت وارد آوند چوبی شوند. دو مسیر متفاوت خارج سلولی (آپوپلاستی) و داخل سلولی (سیم‌پلاستی و تراغشایی) برای عبور یون‌ها وجود دارد. رسوب سیلیکون بر دیواره سلول‌های اندودرم و اگزودرم ریشه در گیاهان مختلف گزارش شده است که در این صورت مسیر خارج سلولی را محدود می‌کند و ممکن است غلظت عناصری که بیشتر از مسیر خارج سلولی جذب می‌شوند را کاهش دهد (Moore *et al*., 2011). از طرف دیگر سیلیکون با محدود کردن تعرق نیز ممکن است جذب و انتقال عناصر غذایی تحت تأثیر قرار دهد (Savant *et al*., 1997). Ma و Takahashi (۲۰۰۲) گزارش نمودند که افزایش تیمار سیلیکون تا ۱/۶۶ میلی‌مولار در محیط کشت هیدروپونیک سبب کاهش جذب و غلظت کلسیم در گیاه برنج شد. همچنین مطالعات Mali و Aery (۲۰۰۸) بر میزان رشد و جذب عناصر غذایی در گیاه گندم نشان داد که تیمار سیلیکون بالاتر از ۴۰۰ میلی‌گرم در لیتر سبب کاهش جذب کلسیم در گیاه شد. اضافه کردن سیلیکون در محیط کشت مقدار کلسیم در بخش هوایی و ریشه دو رقم یونجه کاهش داده است (Wang and Han, 2007). تغییرات جذب و

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

مقدار عناصر غذایی ریزخوراک تحت تأثیر سیلیکون تاکنون گزارش نشده است. همه این تأثیرات از اثر سیلیکون در دو مسیر خارج و داخل سلولی امکان پذیر است (Sattelmacher and Horst, 2003). سیلیکون با تأثیر در کارکرد غشا از طریق تحریک فعالیت H^+- ATPase (Liang *et al*., 2006)، احتمالاً بر روی جذب عناصر دیگری مانند آهن نیز تأثیرگذار است، که تاکنون بررسی نشده است. از این‌رو این مطالعه با هدف ارزیابی اثرات کاربرد سیلیکات سدیم بر میزان رشد نسبی، تجمع و جذب عناصر کلسیم، پتاسیم، منیزیم و آهن و نیز مقدار لیگنین و فنل‌های محلول در گیاه برنج طراحی شده است. برای به دست آوردن درک بهتری از تأثیر سیلیکات سدیم بر جذب عناصر از مسیرهای داخل و خارج سلولی برخی ممانعت‌کننده‌های متابولیکی استفاده شده و اثر آنها با سرمای محیط ریشه و اشباع محیط بخش هوایی با بخار آب مقایسه شده است.

مواد و روش‌ها:

این آزمایش در تابستان سال ۱۳۹۱ در اتاقک کشت گروه زیست‌شناسی دانشگاه گلستان انجام شد. در این تحقیق بذر برنج رقم فجر *Oryza sativa* cv. Fajr که از موسسه تحقیقات برنج کشور (آمل) تهیه شده بود، مورد استفاده قرار گرفت. به منظور استریل سطحی، بذرها در هیپوکلریت سدیم ۳ درصد به مدت ۱۰ دقیقه غوطه‌ور شدند (Maathuis, 2013). جوانه‌زنی بذرهای برنج در کاغذ صافی نمناک به مدت ۶ روز و در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد انجام شد. به منظور بررسی تغییرات رشد، غلظت و جذب عناصر، مقدار فنل و لیگنین و تأثیر سیلیکات سدیم بر مسیرهای جذب عناصر دو آزمایش جداگانه طراحی شد.

(آزمایش اول) مطالعه رشد، تغییرات غلظت و جذب عناصر و مقدار فنل و لیگنین: بعد از گذشت ۶ روز، دانه‌رست‌های رشدیافته به محیط کشت هیدروپونیک حاوی محلول غذایی یوشیدا انتقال داده شدند. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در اتاقک رشد تحت کنترل با دمای ۲۵ درجه سانتی گراد و رطوبت نسبی ۵۰ درصد انجام شد. تیمارهای آزمایش شامل دو سطح صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم بود. اسیدیته محلول غذایی تشتک‌ها در ابتدا و سپس به صورت روزانه در اسیدیته ۶ ±۰/۲ تنظیم گردید و در پایان هر هفته، محلول غذایی تعویض شد. گیاهان پس از ۱ و ۱۲ روز تیماردهی جهت مطالعه رشد و غلظت عناصر برداشت شدند. به منظور بررسی میزان تعرق، گیاهان پس از ۱ و ۱۲ روز تیماردهی به صورت جداگانه در داخل سطل‌های حاوی محلول غذایی یوشیدا قرار گرفتند. منافذ درب سطل‌های حاوی گیاهان کاملاً با پارافیلم مسدود شد، تا تبخیر آب از محلول غذایی درون ظروف امکان‌پذیر نبوده و تغییرات وزن فقط ناشی از تعرق گیاه باشد. اندازه‌گیری میزان تعرق گیاهان در طی یک روز با روش سنجش وزنی و در ۴ تکرار انجام شد. مقدار آب نسبی گیاه (Relative Water Content (RWC) به روش Smart و Bingham (۱۹۷۴) و از طریق معادله ۱ محاسبه گردید.

(معادله ۱)

$$RWC= (FWT-DWT)/ (TPW-DWT)\times 100$$

که در آن RWC مقدار آب نسبی گیاه، FWT وزن تر کل، DWT وزن خشک کل وTPW وزن گیاه آماس شده بعد از قرار گرفتن به مدت ۱ ساعت در آب تقطیر شده می‌باشد.

سرعت رشد نسبی گیاه بر اساس مقدار وزن خشک کل در روز و با استفاده از معادله ۲ محاسبه شد (Abdolzadeh *et al*., 2010).

(معادله ۲)

$$RGR = (\ln W_2 - \ln W_1) / (T_{12}-T_1)$$

که در آن RGR سرعت رشد نسبی، W_2 میزان وزن خشک نهایی ۱۲روز بعد از تیمار سیلیکات سدیم، W_1 میزان وزن خشک گیاه ۱ روز بعد از تیمار سیلیکات سدیم و T نشان‌دهنده روزهای تیمار در روزهای ۱ و ۱۲ می‌باشد.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

برای استخراج عناصر کلسیم، آهن، پتاسیم و منیزیم مقدار ۰/۱ گرم از وزن خشک بخش هوایی و ریشه گیاهان به منظور حذف ترکیبات آلی در داخل کوره در دمای ۵۷۵ درجه سانتی‌گراد به مدت ۴ ساعت سوزانده شد. خاکستر به دست آمده در ۱ میلی لیتر اسید کلریدریک ۶ نرمال محلول و سپس با آب مقطر رقیق گردید. اندازه‌گیری عناصر کلسیم، آهن، منیزیم با دستگاه جذب اتمی Shimadzu AA-7000 و برای اندازه‌گیری مقدار پتاسیم از دستگاه فلیم‌فتومتر مدل JENWAY استفاده شد.

استخراج یون سیلیسم با هضم اتوکلاوی و رنگ‌سنجی به روش Elliot و Snyder (۱۹۹۱) انجام شد. به ۱۰۰ میلی‌گرم پودر خشک شده ریشه و بخش هوایی گیاه، ۲ میلی‌لیتر H_2O_2 ۵۰٪ (حجمی) و ۴/۵ میلی‌لیتر NaOH ۵۰٪ (وزنی) اضافه شد و در اتوکلاو با فشار ۱۳۸ کیلو پاسکال به مدت ۱ ساعت قرار داده شد. پس از صاف کردن محلول با استفاده از کاغذ صافی اندازه‌گیری سیلیکون در عصاره‌های تهیه شده با معرف مولیبدات آمونیوم و آلفانفتول سولفونیک اسید در ۸۲۰ نانومتر انجام شد.

میزان جذب عناصر بر حسب میلی‌گرم غلظت عنصر در گرم وزن خشک ریشه در روز در ۴ تکرار و با استفاده از معادله ۳ محاسبه شد (Abdolzadeh *et al*., 2010).

(معادله ۳)

$$EUR= [(\ln W_2 - \ln W_1) / (T_{12}-T_1)] \times [(N_2-N_1) / (W_2-W_1)]$$

که در آن EUR میزان جذب عناصر، W_2 میزان وزن خشک نهایی گیاه ۱۲روز بعد از تیمار سیلیکات سدیم، W_1 میزان وزن خشک گیاه ۱ روز بعد از تیمار سیلیکات سدیم، N_2 و N_1 مقدار تجمع عناصر گیاه در روزهای ۱ و ۱۲ و T نشان‌دهنده‌های روزهای تیمار در روز ۱ و ۱۲ می‌باشد.

میزان فنل‌ها و لیگنین در ریشه و بخش هوایی گیاهان ۱۲ روز بعد از تیماردهی انجام شد. استخراج عصاره‌های فنلی به روش Fukoda و همکاران (۲۰۰۳) و با اتانول در سه مرحله و به مدت ۲۴ ساعت انجام گرفت. اندازه‌گیری مقدار فنل‌ها به روش Lavid و همکاران (۲۰۰۱) انجام شد. به منظور محاسبه مقدار فنل به ۵۰ میکرولیتر عصاره اتانولی مقدار ۳ میلی‌لیتر آب مقطر، ۱۰۰ میکرولیتر کلریدآهن III حل شده در اسید کلریدریک ۰/۱ نرمال و ۱۰۰ میکرولیتر هگزو فروسیانید پتاسیم ۸ میلی‌مولار به عنوان معرف اضافه و جذب محلول در طول موج ۷۲۰ نانومتر ثبت شد. از اسید گالیک به عنوان استاندارد فنل‌های کل استفاده شد.

رسوب باقیمانده حاصل از اندازه‌گیری فنل‌ها جهت سنجش لیگنین استفاده شد. اندازه‌گیری لیگنین به روش Zimmer (۱۹۹۹) و با استفاده از معرف فلوروگلوسینول انجام شد. رسوب باقیمانده گیاه که ترکیبات فنلی محلول آنها شسته شده بود در ۵ میلی‌لیتر هیدروکلریک اسید اتانولی (اتانول مطلق: HCl ۱ مولار؛ ۱:۱) حل و به مدت ۳ ساعت در دمای جوش قرار گرفت. ۱ میلی‌لیتر از عصاره به‌دست آمده با ۱۰۰ میکرولیتر فلوروگلوسینول ۱۰ میلی‌مولار حل شده در HCl یک مولار به مدت ۴ ساعت و در تاریکی قرار گرفت و میزان جذب آنها در ۴۸۸ نانومتر خوانده شد. برای رسم منحنی استاندارد از لیگنین استفاده شد.

(آزمایش دوم) اثر ممانعت‌کننده‌های متابولیکی، سرمای محیط ریشه و اشباع محیط بخش هوایی با رطوبت در جذب عناصر: به منظور مطالعه تغییرات جذب عناصر محلول غذایی گیاهان، بذرهای جوانه‌زده به مدت ۱۰ روز در محلول غذایی حاوی کلرید کلسیم ۰/۵ میلی‌مولار در دو تیمار صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم قرار داده شد تا گیاهچه‌های ۷ سانتی‌متری تولید شود. سپس گیاهچه‌های برنج در محلول غذایی یوشیدا، تحت پنج تیمار جداگانه شامل دی نیتروفنل ۰/۱ میلی‌مولار، سیانید سدیم ۱ میلی‌مولار، سرمای محیط ریشه به میزان دمای ۴ درجه سانتی‌گراد و بخش هوایی اشباع از رطوبت قرار داده شدند. محلول غذایی یوشیدا با دمای اتاقک کشت به عنوان شاهد استفاده شد. آزمایش در طرح کاملاً تصادفی و با سه تکرار انجام شد. به منظور ایجاد تیمار بخش هوایی اشباع از رطوبت، گیاهان با پلاستیک مرطوب کاملاً پوشانیده شد تا رطوبت اطراف برگ‌های

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

گیاه ۱۰۰ درصد شود و تعرق متوقف شده و جذب آب و املاح از مسیر خارج سلولی به صفر نزدیک شود. محلول کشت گیاهان در ابتدا و بعد از ۲۴ ساعت از شروع تیمار برداشت شد و مقدار جذب عناصر کلسیم و آهن با اندازه‌گیری کاهش آن در محیط کشت محاسبه شد.

برای انجام محاسبات آماری، کلیه داده‌ها با استفاده از آنالیز واریانس و در سطح احتمال ۵ و ۱۰ درصد در نرم‌افزار SAS مورد ارزیابی قرار گرفت.

نتایج:

نتایج آزمایشات نشان داد که بعد از گذشت ۱۲ روز از شروع تیمار سیلیکات سدیم، به مقدار زیادی بر رشد گیاه برنج در بخش هوایی افزوده شد (شکل ۱).

ارزیابی اختلاف میانگین داده‌های رشد نشان داد که تیمار ۱ روزه سیلیکات سدیم تغییر معنی‌داری در رشد گیاه برنج نداشت (جدول ۱). اما بعد از گذشت ۱۲ روز از تیمار سیلیکات سدیم مقدار وزن تر و خشک بخش هوایی گیاهان افزایش معنی‌داری داشت، به طوری که کاربرد سیلیکات سدیم سبب شد که وزن تر بخش هوایی در حدود ۶۶ درصد افزایش یابد. (جدول ۱). سرعت رشد نسبی گیاهان (بر حسب گرم وزن تر در روز) با کاربرد سیلیکات سدیم افزایش معنی‌داری داشت، به طوری که در تیمار ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم نسبت به فاقد آن نزدیک به ۲۰ درصد بالاتر بود (شکل ۲). نسبت وزنی بخش هوایی به ریشه در گیاهان تیمار شده با سیلیکات سدیم نسبت به تیمار فاقد آن افزایش معنی‌داری داشت. این امر نشان می‌دهد که اثر سیلیکات سدیم در افزایش رشد گیاه در بخش هوایی بیشتر از ریشه است (جدول ۱).

کاربرد سیلیکات سدیم مقدار آب نسبی گیاه را به صورت معنی‌داری افزایش داد (جدول ۱). میزان تعرق گیاه در شروع تیمار سیلیکات سدیم تفاوت معنی‌داری با گیاهان شاهد نداشت، اما بعد از ۱۲ روز تیماردهی، میزان تعرق گیاهان تغذیه شده با سیلیکات سدیم در حدود ۳۶ درصد نسبت به گیاهان شاهد کاهش یافت (جدول ۱).

تیمار گیاهان با ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم، مقدار سیلیکون در ریشه و بخش هوایی گیاه را به صورت معنی‌داری افزایش داد. تحت تیمار سیلیکات سدیم مقدار سیلیکون بخش هوایی نسبت به ریشه بیشتر بود (جدول ۲). مقدار پتاسیم در گیاهان تحت تیمارشده با سیلیکات سدیم در مقایسه با فاقد آن در ریشه افزایش داشت اما در بخش هوایی معنی‌دار نبود. کاربرد سیلیکات سدیم مقدار کلسیم را در ریشه گیاهان کاهش و در بخش هوایی افزایش داد. به طوری که تیمار سیلیکات سدیم باعث شد مقدار کلسیم ریشه در حدود ۱۲۱ درصد کاهش و مقدار کلسیم بخش هوایی در حدود ۱۴۱ درصد افزایش یابد (جدول ۲). به صورت مشابهی، منیزیم در ریشه گیاهان تحت تیمار سیلیکات سدیم کاهش معنی‌داری داشت، اما در بخش هوایی تفاوت معنی‌داری نداشت. کاربرد سیلیکات سدیم غلظت آهن در ریشه و بخش هوایی را به ترتیب در حدود ۶۵ و ۲۰ درصد افزایش داد (جدول ۲).

ارزیابی تغییرات جذب عناصر (میلی‌گرم عنصر در گرم وزن خشک ریشه در روز) در طی ۱۲ روز تیمار سیلیکات سدیم نشان داد که با کاربرد ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم در محیط کشت مقدار جذب عناصر سیلیکون، آهن و پتاسیم به صورت معنی‌داری افزایش یافت، اما مقدار جذب منیزیم و کلسیم در گیاهان تحت تیمار سیلیکات سدیم در مقایسه با گیاهان شاهد تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۲).

ارزیابی مقدار فنل و لیگنین گیاهان تحت تیمار سیلیکات سدیم نشان داد که در ریشه تیمار سیلیکات سدیم سبب کاهش معنی‌دار فنل‌های محلول کل و افزایش معنی‌دار لیگنین شده است (شکل ۳-a). مقدار فنل‌های محلول کل و لیگنین در بخش هوایی نیز تحت تیمار سیلیکات سدیم کاهش معنی‌داری را نشان داد (شکل ۳-b).

بررسی تغییرات جذب عناصر با اندازه‌گیری کاهش آنها

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]



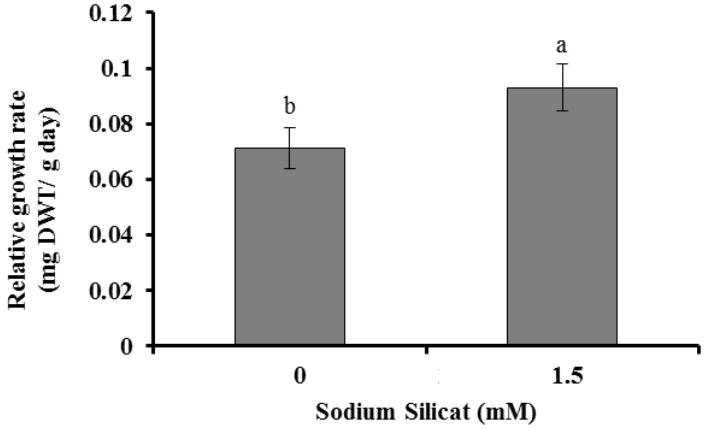
شکل ۱- تغییرات گیاه بعد از ۱۲ روز از شروع تیمار سیلیکات سدیم.

جدول ۱- تغییرات صفات رشد گیاه برنج ۱۲ روز بعد از شروع تیمار سیلیکات سدیم.

سیلیکات سدیم	وزن تر ریشه	وزن تر بخش هوایی	وزن خشک ریشه	وزن خشک بخش هوایی	میزان آب نسبی	نسبت وزنی بخش‌هوایی به ریشه	تعرق
۱/۵میلی‌مولار	(گرم)				(درصد)		(گرم در گیاه)
-	۴/۲۷±۰/۳۶^{a}	۳/۷۳±۰/۴۶^{b}	۰/۳۷±۰/۰۷^{a}	۰/۷۹±۰/۰۸^{b}	۸۴/۴۹±۰/۱۲^{b}	۰/۸۸±۰/۲۳^{b}	۰/۸۸±۰/۱۱^{a}
+	۴/۴۰±۰/۲۱^{a}	۵/۶۶±۰/۴۶^{a}	۰/۴۰±۰/۰۸^{a}	۱/۱۶±۰/۰۲^{a}	۸۵/۱۲±۰/۳۴^{a}	۱/۲۹±۰/۱۳^{a}	۰/۵۶±۰/۰۹^{b}

میانگین‌های هر ستون که در یک حرف مشترک باشند، با آزمون F در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

± نشان‌دهنده خطای استاندارد است



شکل ۲- مقایسه میانگین سرعت رشد نسبی گیاه برنج تحت تیمار صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم برحسب میلی‌گرم وزن تر کل گیاه در گرم بر روز و براساس معادله ۲، (حروف مشابه بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد می‌باشند).

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

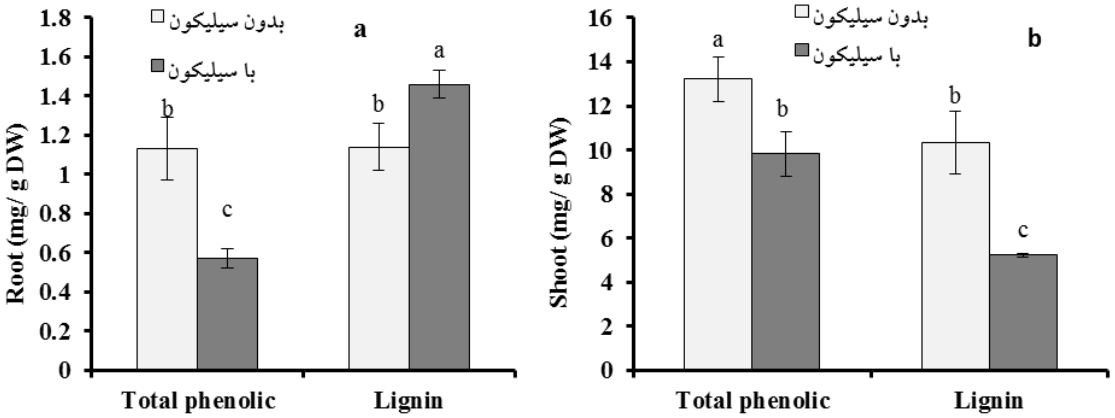
[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

جدول ۲- مقدار تجمع و جذب عناصر گیاه برنج، ۱۲ روز بعد از شروع تیمار سیلیکات سدیم بر اساس معادله ۳

	سیلیکات سدیم (۱/۵ میلی‌مولار)	سیلیکون	آهن	پتاسیم	منیزیم	کلسیم
ریشه (میلی‌گرم در	-	۰/۰۱۰±۰/۰۰۳^{b}	۰/۲۰۱±۰/۰۴۴^{b}	۱۳/۱۲±۰/۳۲^{b}	۳/۸۴±۰/۱۴^{a}	۲۳/۶۶±۲/۷^{a}
گرم وزن خشک)	+	۰/۰۳۳±۰/۰۰۵^{a}	۰/۳۰۹±۰/۰۳۱^{a}	۱۴/۵۵±۰/۱۷^{a}	۲/۷۳±۰/۲۷^{b}	۱۰/۶۳±۴/۳^{b}
بخش هوایی (میلی‌گرم	-	۰/۰۵۶±۰/۰۰۷^{b}	۰/۵۵۱±۰/۰۱۱^{b}	۱۶/۸۹±۱/۴۴^{a}	۳/۹۳±۰/۴۷^{a}	۶/۱۲±۲/۱^{b}
در گرم وزن خشک)	+	۰/۱۱۳±۰/۰۰۸^{a}	۰/۶۸۵±۰/۰۷۷^{a}	۱۵/۲۳±۰/۷۵^{a}	۳/۲۸±۰/۳۳^{a}	۱۴/۵۳±۱/۹^{a}
جذب (میلی‌گرم در گرم	-	۰/۰۰۱۵۷±۰/۰۰^{b}	۰/۰۷۴±۰/۰۰^{b}	۱/۷۹±۰/۲۶^{b}	۰/۷۶±۰/۱۱^{a}	۲/۱۲±۰/۱۱^{a}
وزن ریشه در روز)	+	۰/۰۰۳۸۱±۰/۰۰^{a}	۰/۰۹۲±۰/۰۰^{a}	۳/۵۶±۰/۳۵^{a}	۰/۵۹±۰/۱۲^{b*}	۱/۹۱±۰/۰۸^{b*}

میانگین‌های هر ستون که در یک حرف مشترک باشند، با آزمون F در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

*** با آزمون F در سطح احتمال ۱۰ درصد تفاوت معنی‌دار بود. ± نشان‌دهنده خطای استاندارد است.**

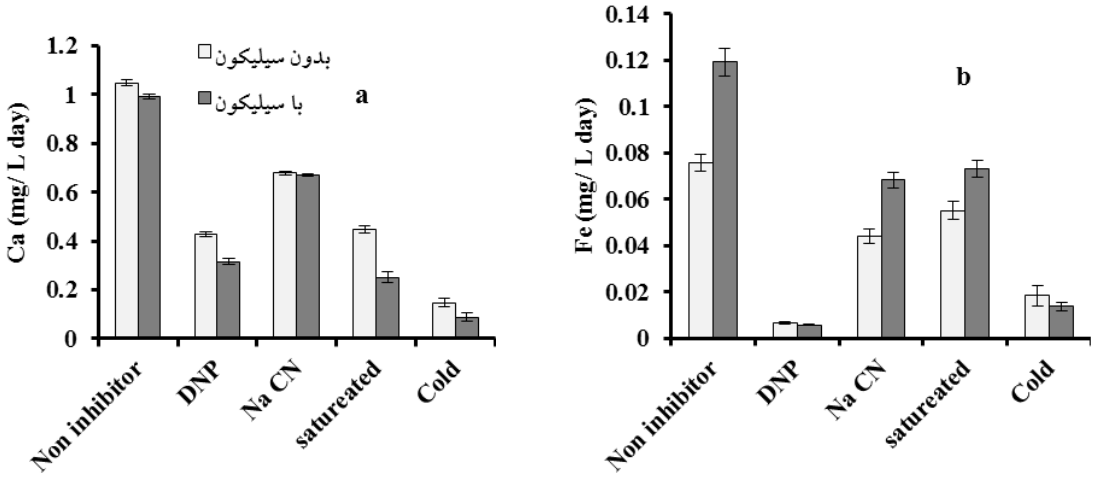


شکل ۳- تغییرات مقدار فنل‌های محلول کل و لیگنین در ریشه (a) و بخش هوایی (b) تحت تیمارهای سیلیکات سدیم در گیاهان ۱۲ روزه. میله‌های روی هریک از ستون‌ها خطای استاندارد را نشان می‌دهد، (حروف مشابه بیانگر عدم اختلاف معنی‌دار در سطح ۵ درصد می‌باشند).

در محلول غذایی نشان داد که کاربرد سیلیکات سدیم جذب کلسیم را در شرایط فاقد هر گونه ممانعت‌کننده به صورت معنی‌داری کاهش داد (شکل ۴-a). در گیاهان تیمار شده با ممانعت‌کننده متابولیکی دی نیتروفنل مقدار جذب کلسیم نسبت به تیمار فاقد هر گونه ممانعت‌کننده، در شرایط تیمار صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم به ترتیب در حدود ۶۰ و ۴۹ درصد کاهش داشت. استفاده از تیمار سیانید سدیم باعث کاهش معنی‌دار کلسیم در مقایسه با گیاهان فاقد هرگونه ممانعت‌کننده شد (شکل ۴-A). این کاهش در گیاهان تحت تیمار صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم به ترتیب در حدود ۳۶ و ۳۲ درصد بود. در گیاهانی که بخش هوایی آنها از رطوبت اشباع شده بود، مقدار جذب کلسیم در مقایسه با تیمار فاقد هرگونه ممانعت کننده کاهش معنی‌داری داشت و این کاهش در گیاهان تیمارشده با سیلیکات سدیم چشمگیرتر بود. بیشترین مقدار کاهش جذب کلسیم در مقایسه با تیمار فاقد هرگونه ممانعت کننده در تیمار سرما بود که جذب کلسیم در تیمارهای صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم به ترتیب در حدود ۸۶ و ۹۱ درصد کاهش یافت (شکل ۴-a).

اندازه‌گیری تغییرات جذب آهن با استفاده از کاهش آن در محلول غذایی نشان داد که کاربرد سیلیکات سدیم مقدار جذب آهن را در مقایسه با گیاهان فاقد تیمار

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]



شکل ۴- مقایسه جذب عناصر در a) کلسیم و b) آهن تحت تیمار سیلیکات سدیم و ممانعت‌کننده‌های مختلف جذب (فاقد ممانعت کننده، دی نیتروفنل، سیانید سدیم، اشباع از رطوبت و سرما) بر حسب میلی‌گرم کاهش مقدار عناصر در محلول کشت گیاه در روز. میله‌های روی هریک از ستون‌ها خطای استاندارد را نشان می‌دهد.

سیلیکات سدیم در حدود ۳۶ درصد افزایش داد (شکل ۴-b). دی نیتروفنل هم در گیاهان تیمار شده با سیلیکات سدیم و هم در گیاهان فاقد آن به مقدار زیادی از جذب آهن توسط ریشه گیاه کاست. سیانید سدیم مقدار جذب آهن را در مقایسه با گیاهان کشت داده شده در شرایط فاقد هرگونه ممانعت‌کننده کاهش داد، اما تیمار سیلیکات سدیم سبب افزایش جذب آهن شد (شکل ۴-b). تغییرات جذب آهن در گیاهانی که بخش هوایی آنها از رطوبت اشباع شده بود، مشابه تیمار سیانید سدیم بود و جذب آهن در این تیمار در مقایسه با گیاهان کشت داده شده در شرایط فاقد هرگونه ممانعت‌کننده کاهش یافت و تیمار سیلیکات سدیم باعث افزایش جذب آهن در مقایسه با گیاهان بدون تیمار سیلیکات سدیم شد. سرما به مقدار بسیار زیادی از جذب آهن در مقایسه با گیاهان فاقد تیمار ممانعت‌کننده کاست، هرچند تفاوت معنی‌داری در جذب آهن در گیاهان تحت تیمارهای صفر و ۱/۵ میلی‌مولار سیلیکات سدیم دیده نشد (شکل ۴-b).

بحث:

نتایج حاصل از این تحقیق نشان‌دهنده این مطلب است که در گیاه برنج تحت تیمار سیلیکات سدیم با افزایش وزن تر و خشک بخش هوایی و رشد نسبی اثرات مثبتی داشته است (شکل ۱، جدول ۱ و شکل ۲). اگرچه سیلیکون هنوز به عنوان یک ماده غذایی غیرضروری برای اکثر گیاهان تلقی می‌شود، اما یافته‌های محققان نشان‌دهنده اثرات مفید آن در بهبود مقاومت به آفات و عوامل بیماری‌زا، کاهش تنش ناشی از فلزات سنگین، افزایش مقاومت به خشکی و تنش شوری می‌باشد (Epstein, 1999). برنج یک گیاه غرق‌آبی مناطق گرمسیری است. در چنین شرایطی، سیلیکون مستعد انتقال از محلول به بخش‌های هوایی است و بنابراین، برنج مقادیر زیادی از سیلیکون محلول در آب را جذب می‌کند (Motomura *et al*., 2004). گیاهانی که با سیلیکات سدیم در طی ۱۲ روز تیمار شده‌اند مقدار رشد کلی گیاه (شکل ۱)، رشد بخش هوایی، نسبت وزنی بخش هوایی به ریشه (جدول ۱) و میزان رشد نسبی (شکل ۲) آنها در مقایسه با گیاهان بدون تیمار سیلیکات سدیم بیشتر است. به نظر می‌رسد که سیلیکون از طریق کاهش میزان تعرق سبب افزایش مقدار آب نسبی گیاه شده است (جدول ۱) که بهبود وضعیت آب گیاه ممکن است منجر به افزایش فتوسنتز شود (Matoh *et al*., 1986; Farshidi *et al*., 2012). سیلیکون از طریق رسوب بر روی دیواره سلول‌ها به ویژه

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]
[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

سلول‌های اپیدرمی از دست رفتن آب از این بخش‌ها را کاهش داده و حرکت آب از مسیر غیرآوندی را کُند می‌نماید (Yeo *et al*., 1999). اجزای سیلیکا در سیستم اپیدرم برگی ممکن است به عنوان دریچه (روزنه) عمل کند و انتقال نور را به بافت مزوفیل فتوسنتزکننده آسان کند. اثرات مفید سیلیکون در رشد برنج قویترین نشانه برای سودمند بودن خواص تجمع ژل سیلیکا در بافت‌های اپیدرمی است. به علاوه، انباشتگی سیلیکون در گیاه سبب افراشتگی بهتر ساقه و برگ‌های گیاه شده و امکان سایه شدن برگ‌های پایینی به وسیله برگ‌های بالایی را کم می‌کند که ممکن است بهبود دریافت نور و افزایش فتوسنتز را باعث گردد (Epstein, 2009).

غلظت سیلیکون انباشته شده در ریشه و بخش هوایی گیاه بیش از دو برابر گیاهان بدون تیمار سیلیکات سدیم بود که به قابلیت جذب و انباشته کردن سیلیکون در گیاه برنج ارتباط دارد (جدول ۲). مقدار سیلیسیم در بیش از ۵۰۰ گونه گیاهی بررسی شده است و بر این اساس گیاهان به دو دسته انباشته کننده و غیر انباشته کننده سیلیسیم تقسیم می‌شوند (Ma and Takahashi, 2002; Neumann, 2003). همچنین Richards و Kump (۲۰۰۳) نشان دادند که در نحوه توزیع سیلیکون در بخش هوایی و ریشه‌های گیاهان مختلف می‌توان تفاوت‌های زیادی مشاهده نمود. از طرف دیگر ریشه‌های برنج نیز نقش مهمی در جذب فعال سیلیکون بازی می‌کند، محتوای سیلیکون در ریشه‌ها خیلی کمتر از بخش‌های هوایی است. چون سیلیکون توسط انتقال‌دهنده‌های ویژه خود (LSi1 و LSi2) در ریشه‌های برنج جذب و بعد از عبور از اگزودرم و اندودرم به‌وسیله انتقال‌دهنده LSi6 از طریق آوندهای چوبی به ساقه منتقل می‌شود و سپس تغلیظ و نهایتاً به سرعت در برگ‌ها به سیلیکاژل تبدیل می‌شود (Hattori *et al*., 2008; Ma *et al*., 2001). از این‌رو غلظت سیلیکون در بخش‌های هوایی بسیار بیشتر از ریشه و در برگ‌های مسن‌تر نیز بیشتر از برگ‌های جوان‌تر است. گیاهانی که با سیلیکات سدیم تیمار می‌شوند غلظت سیلیکون آنها در بافت‌ها با عناصر پرمصرفی مانند پتاسیم و کلسیم قابل مقایسه است (Ma *et al*., 2001).

داده‌های این پژوهش نشان داد که تیمار سیلیکات سدیم تجمع کلسیم و منیزیم را در ریشه کاهش و کلسیم را در بخش هوایی افزایش داده است. این امر احتمالاً با افزایش انتقال این عناصر به بخش هوایی ارتباط دارد. به علاوه جذب کلسیم و منیزیم در طی ۱۲ روز تیمار سیلیکات سدیم کاهش یافت که این کاهش در سطح احتمال ۱۰٪ معنی‌دار بود (جدول ۲). به نظر می‌رسد که سیلیکون با صعود در شیره خام به آرامی تغلیظ می‌شود و رسوب سیلیکا در اندودرم و ریزودرم و پلیمریزه شدن سیلیکات از طریق سیلیکای کلوئیدی به سیلیکاژل یا اسید پلی‌سیلیسیک در سراسر اپوپلاست، موجب کاهش تجمع عناصر در ریشه برنج گردد (Yeo *et al*., 1999). احتمالاً کلسیم می‌تواند به عنوان یون همراه سیلیکون از طریق مسیر آپوپلاستی به بخش هوایی انتقال یابد.

تیمار سیلیکات سدیم مقدار تجمع و جذب آهن و پتاسیم گیاه را در طی ۱۲ روز تیماردهی به صورت معنی‌داری افزایش داد (جدول ۲). شرایط جذب و تجمع عناصر پتاسیم و آهن در گیاه می‌تواند وابسته به انتقال پروتون و اسیدی کردن فضای اطراف ریشه باشد. در چنین شرایطی همراه با افزایش H^+ فضای اطراف ریشه، مقدار جذب پتاسیم از طریق سیم‌پورتر پروتون/پتاسیم افزایش خواهد یافت. Liang و همکاران (۲۰۰۶) گزارش نمودند که سیلیکون باعث بهبود سیالیت غشا و افزایش فعالیت پروتون- ATPآز می‌گردد که ممکن است سبب تبدیل آهن فریک به فرو و تشدید حلالیت آهن محلول شود.

مقدار فنل‌های محلول در ریشه و بخش هوایی گیاهان تحت تیمار سیلیکات سدیم کاهش معنی‌داری داشت. این امر نشان‌دهنده آن است که فنل‌های محلول به سمت ساخت ترکیبات موازی تحت تأثیر سیلیکون تمایل پیدا کرده است (شکل ۴). فنل‌های محلول احتمالا در ریشه به سمت ساخت ترکیبات لیگنینی و در بخش هوایی با توجه

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

به اینکه مقدار لیگنین کاهش پیدا کرده است احتمالاً به عنوان پیش‌ساز ساخته‌شدن مواد دیگر از جمله قندها مصرف شده است. گزارش شده است که تحت تیمارهای سیلیکون پلیمرهای فنل و فنل‌های دیواره‌ای (فنل‌های نامحلول) افزایش یافته است (Bekker *et al*, 2007). از طرف دیگر سیلیکون موجب افزایش مقدار لیگنین در ریشه و کاهش مقدار آن در بخش هوایی گیاه برنج گردید. Fleck و همکاران (۲۰۱۱) گزارش نمودند که تیمار سیلیکون سبب افزایش مقدار لیگنین و سوبرین در ریشه گیاه برنج شد و سیلیسی شدن دیواره سلول‌های ریشه با ژن‌های مسیر لیگنینی‌شدن در ارتباط بود. ارتباط بین سیلیسی‌شدن و لیگنینی شدن ریشه در تحقیقات دیگر نیز گزارش شده است. این گزارشات نشان داده‌اند که اسیدسیلیسیک دارای میل ترکیبی شدیدی با ترکیبات آلی پلی‌هیدروکسیل است که پیش‌ساز لیگنین هستند (Perry and Keeling-Tucker, 2000). تحریک لیگنینی شدن دیواره سلول‌های ریشه به ویژه در اندودرم و اگزودرم ممکن است مسیر خارج سلولی را مسدود نموده و جذب عناصر از این مسیر را کاهش دهد.

استفاده از مهارکننده‌های متابولیکی و آپوپلاستی در این تحقیق اطلاعات لازم جهت درک تأثیر تیمار سیلیکون بر مسیرهای درون‌سلولی و آپوپلاستی جذب عناصر را فراهم نمود. مسدودکردن مسیر داخل سلولی از طریق مهارکننده‌های متابولیکی دی‌نیتروفنل و سیانید سدیم انجام شد. دی‌نیتروفنل سبب مهار سنتز ATP از طریق بلوک ATPسنتاز می‌شود و سیانید سدیم از طریق بلوکه‌کردن فعالیت سیتوکروم اکسیداز زنجیره انتقال الکترون تنفسی باعث مهار سنتز ATP می‌گردد (Taiz and Zeiger, 2006). با اشباع کردن فضای اطراف برگ از رطوبت، تعرق گیاه متوقف شده و جذب عناصر از مسیر سیم‌پلاستی به مقدار زیادی کاهش می‌یابد و سرما با کاهش فعالیت‌های متابولیکی و انرژی در دسترس سلول از انتقال عناصر در مسیر داخل‌سلولی جلوگیری می‌کند.

سیلیکات سدیم در تیمار بدون هیچ گونه ممانعت‌کننده سبب کاهش جذب کلسیم از محلول غذایی شد که با داده‌های محاسبه جذب کلسیم در طی ۱۲ روز تیمار سیلیکات سدیم هماهنگ است. کاهش جذب کلسیم با کاربرد سیلیکات سدیم در تمامی تیمارهای ممانعت‌کننده‌ها به غیر از تیمار سیانید سدیم حفظ گردید (شکل ۴). به‌نظر می‌رسد سیلیکون به‌دلیل رسوب در دیواره و کاهش صعود شیره خام و جذب از طریق مسیر آپوپلاستی سبب کاهش جذب کلسیم نسبت به گیاهان بدون تیمار سیلیکات سدیم گردیده است. جذب کلسیم به هر دو مسیر داخل و خارج سلولی وابسته بود، زیرا که هم دی‌نیتروفنل، سیانید سدیم و سرما با انسداد مسیر داخل سلولی و بخش هوایی اشباع از رطوبت با توقف تعرق و بستن مسیر خارج سلولی سبب کاهش معنی‌دار جذب کلسیم شدند (شکل ۴– a). اثر دی نیتروفنل در کاهش جذب کلسیم شدیدتر از سیانید سدیم بود، زیرا که احتمالاً مسیر مقاوم به سیانید در زنجیره انتقال الکترون تنفسی جایگزین مهار سیتوکروم اکسیداز شده و سنتز ATP از این مسیر تا حدودی ادامه می‌یابد.

سیلیکات سدیم در تیمار بدون هیچ گونه ممانعت‌کننده سبب افزایش جذب آهن از محلول غذایی شد که با افزایش جذب آهن محاسبه شده از میزان تجمع آن در طی ۱۲ روز تیمار سیلیکات سدیم توافق دارد (جدول ۲ و شکل ۴–b). افزایش جذب آهن با تیمار سیلیکات سدیم در تمامی تیمارهای ممانعت‌کننده‌ها به غیر از تیمار سرما و دی نیترو فنل حفظ شد. بخش اعظم جذب آهن از مسیر داخل سلولی است زیرا سرما و دی نیترو فنل کاهش شدید جذب آهن را بدون توجه به تیمار سیلیکات سدیم سبب شده است. اثر دی نیتروفنل در کاهش جذب آهن شدیدتر از سیانید سدیم بود، زیرا که احتمالاً سنتز ATP از مسیر مقاوم به سیانید در زنجیره انتقال الکترون تنفسی تا حدودی جبران شده است. محققان دیگر نیز گزارش نموده‌اند که جذب آهن بیشتر به‌صورت فعال انجام می‌شود و علاوه بر جذب از طریق انتقال‌دهنده‌های اختصاصی خود، به‌وسیله انتقال‌دهنده‌های عمومی فلزات (Nrampها)

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

نیز انتقال می‌یابد (Curie and Briat, 2003). کاهش جذب آهن با اشباع بخش هوایی از رطوبت احتمالاً نشان می‌دهد که توقف تعرق و انسداد و یا کاهش مسیر خارج سلولی در ورود آهن به فضای بین سلول‌های ریشه و جذب تأثیر دارد.

نتیجه‌گیری کلی:

به‌طور کلی داده‌های این مطالعه نشان داد که سیلیکات سدیم با کاهش تعرق و افزایش مقدار آب نسبی گیاه سبب بهبود وضعیت آبی و افزایش رشد گیاه شد. همچنین مقدار تجمع عناصر منیزیم و کلسیم در ریشه و بخش هوایی گیاهان تیمار شده با سیلیکون کاهش داشته است که با توجه به استفاده از ممانعت کننده‌های متابولیکی و کاهش مقدار جذب کلسیم از هر دو مسیر داخل و خارج سلولی احتمالاً سیلیکون از طریق رسوب در دیواره و فضای آوندی باعث کاهش جذب این عناصر گردیده است. با توجه به اینکه مقدار فعالیت پمپ‌های H^+-ATPase تحت تأثیر سیلیکون افزایش می‌یابد، می‌توان زیاد شدن جذب آهن و پتاسیم در گیاهان تیمار شده با سیلیکات سدیم را ناشی از بهبود کارکرد غشا و افزایش اسیدیته فضای نزدیک ریشه دانست.

منابع:

Abdolzadeh, A., Wang, X., Veneklaas, E. J. and Lambers, H. (2010) Effects of phosphorus supply on growth, phosphate concentration and cluster-root formation in three Lupinus species. Annual Botany 105: 365–374.

Bekker, T. F., Labuschagne, N., Aveling, T., Kaiser, C. and Regnier, T. (2007) Accumulation of total phenolics due to silicon application in roots of avocado trees infected with *Phytophthora cinnamomi*. South African Avocado Growers 30:57-64.

Curie, C. and Briat, J. (2003) Iron transport and signaling in plants. Annual Review of Plant Biology 54: 183-206.

Elliot, C. L. and Snyder G. H. (1991) Autoclave-Indused digestion for the colorimetric determination of silicon in Rice Straw. Journal of Agricultural and Food Chemistry 39: 1118–1119.

Epstein, E. (1999) Silicon. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 50: 641-664.

Epstein, E. (2009) Silicon: its manifold roles in plants. Annals of Applied Biology 155: 155–160.

Farshidi, M., Abdolzadeh, A. and Sadeghipour H. R. (2012) Silicon nutrition alleviates physiological disorders imposed by salinity in hydroponically grown canola (*Brassica napus* L.) plants. Acta Physiologiae Plantarum 34: 1779-1788.

Fleck, A. T., Nye, T., Repenning, C., Stahl, F., Zahn, M. and Schenk, M. K. (2011) Silicon enhances suberization and lignification in roots of rice (*Oryza sativa*). Journal of Experimental Botany 62: 2001–2011.

Fukoda, T., Ito, H. and Yoshida, T. (2003) Antioxidative polyphenols from Walnuts (*Juglans regia* L.). Phytochemistry 63: 795- 801.

Hashemi, A., Abdolzadeh, A. and Sadeghipour, H. R. (2010) Beneficial effects of silicon nutrition in alleviating salinity stress in hydroponically grown canola (*Brassica napus* L.) plants. Soil Science and Plant Nutrition 56: 244-253.

Hattori, T., Inanaga, S., Araki, H., An, P., Morita, S., Luxova, M. and Lux, A. (2005) Application of silicon-enhanced drought tolerance in Sorghum bicolor. Physiologia Plantarum 123: 459-466.

Hattori, T., Sonobe, K., Araki, H., Inanaga, S., An, P. and Morita, S. (2008) Silicon application by sorghum through the alleviation of stress-induced increase in hydraulic resistance. Journal of Plant Nutrition 31: 1482-1495.

Inanaga, S., Okasaka, A. and Tanaka, S. (1995) Does silicon exist in association with organic compounds in rice plants? Soil Science and Plant Nutrition 41: 111-117.

Lavid, N., Schwrtz, A., Yarden, O. and Tel-Or, E. (2001) The involvement of polyphenols and peroxidase activities in heavy-metal accumulation by epidermal glands of waterlily (*Nymphaeaceae*). Planta 212: 323- 331.

Liang, Y. C., Zhang, W. H., Chen, Q. and Ding, R. X. (2005) Effects of silicon on tonoplast H^+-ATPase and H^+-PPase activity, fatty acid composition and fluidity in roots of salt-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.). Environmental and Experimental Botany 53: 29-37.

Liang, Y. C., Zhang, W. H., Chen, Q., Liu, Y. L. and Ding, R. X. (2006) Effect of exogenous silicon (Si) on H+-ATPase activity, phospholipids and fluidity of plasma membrane in leaves of salt stressed barley (*Hordeum vulgare* L.).

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]

Neumann, D. (2003) Silicon in plants. In: Silicon biomineralization (ed. Müller, W. E. G.). Pp. 149–162. Springer Verlag, Berlin,

O'Neill, M. A. and York, W. S. (2003) The Plant Cell Wall (ed. Rose, J. K. C.) Blackwell, Oxford, London.

Perry, C. C. and Keeling-Tucker T. J. (2000) Biosilicification: The role of the organic matrix in structure control. Journal of Biological Inorganic Chemistry 5: 537-50.

Richards, P. L. and Kump, L. R. (2003) Soil pore-water distribution and the temperature feedback of weathering in soils. Geochimica et Cosmochimica Acta 67: 3803–3815.

Sattelmacher, B. and Horst, W. J. (1996) The Apoplast of higher plants: Compartment of Storage, Transport and Reactions. Published by Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Savant, N. K., Synder, G. H. and Datnoff, L. E. (1997) Silicon management and sustainable rice production. Advances in Agronomy 58: 151-199.

Smart, R. E. and Bingham, G. E. (1974) Rapid estimates of relative water content. Plant Physiology. 53: 258–260.

Taiz, L. and Zeiger, E. (2006) Plant Physiology. 4 th ed. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Massachusetts.

Wang, X. S. and Han, J. G. (2007) Effects of NaCl and silicon on ion distribution in the roots, shoots and leaves of two alfalfa cultivars with different salt tolerance. Soil Science and Plant Nutrition 53: 278–285.

Yeo, A. R., Flowers, S. A., Rao, G., Welfare, K., Senanayake, N. and Flowers, T. J. (1999) Silicon reduces sodium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions and this is accounted for by a reduction in the transpirational bypass flow. Plant Cell and Environment 22: 559-565.

Zimmer, M. (1999) Combined methods for the determination of lignin and cellulose in leaf litter. Sciences of Soils 4: 14–21.

Environmental and Experimental Botany 57: 212-219.

Lux, A., Luxova, M., Hattori, T., Inanaga, S. and Sugimoto, Y. (2002) Silicification in sorghum (Sorghum bicolor) cultivars with different drought tolerance. Physiologia Plantarum 115: 87–92.

Ma, J. F. (2004) Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. Soil Soil Science and Plant Nutrition 50: 11-18.

Ma, J. F. and Takahashi, E. (2002) Soil, fertilizer, and plant silicon research in Japan, 1st ed. Elsevier, Amsterdam.

Ma, J. F. and Yamaji N. (2006) Silicon uptake and accumulation in higher plants. Trends in Plant Science 11: 392–397.

Ma, J. F., Miyaki, Y. and Takahashi, E. (2001) Silicon as a beneficial element for crop plants. In: Silicon in agriculture (eds Datnoff, L. E., Snyder, G. H. and Korndorfer, G. H.) Pp. 17 – 39. Elsevier, New York.

Maathuis, F. J. M. (2013) Plant mineral nutrients: Methods and protocols. Springer, New York. 275Pp.

Mali, M. and Aery, N. C. (2008) Influence of Silicon on Growth, Relative Water Contents and Uptake of Silicon, Calcium and Potassium in Wheat Grown in Nutrient Solution. Journal of Plant Nutrition. 31: 1867–1876.

Matoh, T., Kairusmee, P. and Takahashi, E. (1986) Salt-induced damage to rice plants and alleviation effect of silicate. Soil Science and Plant Nutrition 32: 295-304.

Moore, K. L., Schröder, M., Wu, Z., Martin, B. G., Hawes, C. R., McGrath, S. P., Hawkesford, M. J., Feng Ma, J., Zhao, F. J. and Grovenor, C. R. (2011) High-resolution secondary ion mass spectrometry reveals the contrasting subcellular distribution of arsenic and silicon in rice roots. Plant Physiology 156: 913-24.

Motomura, H., Fujii, T. and Suzuki, M. (2004) Silica Deposition in Relation to Ageing of Leaf Tissues in *Sasa veitchii* (Carrière) Rehder (Poaceae: Bambusoideae). Annual Botany 93: 235-248.

[Downloaded from jispp.iut.ac.ir on 2024-03-29]

[DOR: 20.1001.1.23222727.1393.3.8.13.8]